幼虫信息素中三种酯类对中华蜜蜂工蜂发育和采集行为的影响

张　含，曾志将*，颜伟玉，吴小波，郑云林
（江西农业大学蜜蜂研究所，南昌 330045）

摘要：为研究中华蜜蜂 *Apis cerana cerana* 幼虫信息素中的 3 种酯类成分（甲基棕榈酸酯、乙基棕榈酸酯和乙基油酸酯）对其工蜂发育和采集行为的影响，取 1 日龄工蜂喂食不同食物，把喂食食物（炼糖）中添加 0.1% 或 1%（w/w）某种酯类的工蜂组作为处理组，以喂食食物（炼糖）中不添加酯类（0%）的工蜂组作为对照组，然后测定 7 日龄、14 日龄工蜂的卵巢发育和 3，5，7，12，18 和 21 日龄工蜂王浆腺的宽度，以及工蜂首次参加采集的日龄。结果表明：（1）在无王群中，甲基棕榈酸酯两处理组（1%，0.1%）的 7 日龄和 14 日龄工蜂卵巢发育率都显著低于对照组；在无王群中，0.1% 乙基棕榈酸酯处理组的 14 日龄工蜂卵巢发育率极显著低于对照组；在有王群中，1% 甲基棕榈酸酯处理组和乙基油酸酯两处理组的 14 日龄工蜂卵巢发育都显著低于对照组；（2）在有王群中，甲基棕榈酸酯两处理组的 5 日龄和 7 日龄工蜂王浆腺宽度显著大于对照组，12，18，21 日龄工蜂王浆腺宽度极显著小于对照组；乙基油酸酯两处理组的 7 ~ 21 日龄工蜂王浆腺宽度显著小于对照组；（3）3 种酯类，只有甲基棕榈酸酯处理组的工蜂首次采集日龄显著大于对照组。这些结果说明，不同蜜蜂幼虫信息素对中华蜜蜂工蜂发育和采集行为具有不同的生物学效应。

关键词：中华蜜蜂；工蜂；幼虫信息素；发育；采集行为
中图分类号：Q966　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2010)01-0055-06

Effects of three aliphatic esters of brood pheromone on development and foraging behavior of *Apis cerana cerana* workers

ZHANG Han, ZENG Zhi-Jiang*, YAN Wei-Yu, WU Xiao-Bo, ZHENG Yun-Lin (Honeybee Research Institute, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China)

Abstract: To study the effects of brood pheromone esters (three aliphatic esters, *i. e.*, methyl palmitate, ethyl palmitate and ethyl oleate) on development and foraging behavior of *Apis cerana cerana* workers), 1 day-old workers were fed with different food, of which the treatment group workers were fed with food (candy) mixed with one of the aliphatic esters at 1% or 0.1% (w/w), the control group workers were fed with food (candy) without any aliphatic ester; then, the percentage of workers with developed ovary at two phases (7 and 14 day-old), the width of hypopharnyngeal glands of workers at six phases (3, 5, 7, 12, 18 and 21 day-old) and the first foraging age were tested. The results showed that (1) At 7 and 14 day-old, the workers fed with methyl palmitate (1%, 0.1%) with developed ovaries were less than the control group in queenless colony. At 14 day-old, the workers with developed ovaries treated with ethyl palmitate (0.1%) were significantly less than the control group in queenless colony. At 14 day-old, the workers fed with methyl palmitate (1%) and ethyl oleate (1%, 0.1%) were both significantly less than the control group in queen-right colony. (2) At 5 and 7 day-old, the widths of hypopharnyngeal glands of workers tested with methyl palmitate (1%, 0.1%) in queen-right colony were longer than the control group, while shorter than the control group at the later phases (12, 18 and 21 day-old). From 7 to 21 day-old, the hypopharnyngeal gland development of treated workers with ethyl oleate (1%, 0.1%) was shorter than that of the control group. (3) Of the three aliphatic esters, only methyl palmitate exerted a stronger effect, causing a significant delay to first foraging age. The results suggest that different brood pheromones of honeybee have different biological effects on development and foraging behavior of *Apis cerana cerana* workers.

Key words: *Apis cerana cerana*; worker bees; brood pheromone; development; foraging behavior

---

基金项目：国家自然科学基金项目(30760035)；国家蜂产业技术体系科学家岗位项目(nycytx-43-kxj15)

作者简介：张含，女，1984 年 10 月生，河南焦作人，硕士，主要从事蜜蜂研究工作，E-mail: zhanghan2007@sina.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: bees1965@sina.com

收稿日期 Received: 2009-07-15；接受日期 Accepted: 2009-9-24

蜜蜂是一个高度社会化的群体，个体之间能密切合作且有秩序地工作，来适应多变的环境和繁殖后代。蜂群中蜜蜂之间需要进行有效的信息交流，以便知道蜂群内外的相关信息，因此蜜蜂必须有一套较完善的通讯联络系统，而蜜蜂信息素是蜜蜂信息传递和行为调节的重要化学信号。蜜蜂信息素是指能够在蜂群个体传播并引起所及成员行为反应或生理变化的化学物质。信息素可分为释放信息素（releaser pheromone）和引发信息素（primer pheromone）两大类，释放信息素是通过神经系统，产生快速瞬时的行为反应；引发信息素是通过生理系统，产生缓慢而持久的行为反应。

目前人们对蜜蜂释放信息素研究较多，而对蜜蜂引发信息素方面的知识了解非常有限（曾志将，2007）。蜜蜂幼虫信息素也是引发信息素的一种，对于蜜蜂幼虫信息素的研究主要集中在西方蜜蜂 *Apis mellifera* 上。Le Conte 等（1989）首次发现西方蜜蜂幼虫信息素是由 10 种脂肪酸酯组成，并发现蜜蜂幼虫信息素对大蜂螨有引诱作用，该项研究成果在学术界产生了很大反响，对蜜蜂信息素深入研究起到很好的推进作用。近 20 年来，Le Conte 博士与他的研究小组系统研究了西方蜜蜂幼虫信息素对西方蜜蜂工蜂封盖幼虫巢房行为、工蜂哺育行为、工蜂卵巢发育、工蜂王浆腺发育、工蜂采集行为以及蜂螨行为的影响，取得了许多创新性研究成果（Le Conte *et al*., 1990, 1994, 1995a, 1995b, 2001; Trouiller *et al*., 1991, 1992; Arnold *et al*., 1994; Mohammedi *et al*., 1996, 1998; Leoncini *et al*., 2004）。

中华蜜蜂 *Apis cerana cerana*（简称中蜂）是我国特有的经济昆虫和宝贵蜂种资源，也是相对西方蜜蜂之外的一个独立蜂种，两蜂种间存在生殖隔离。中蜂与西方蜜蜂相比，具有一些不同之处，比如，中蜂对蜂螨的抵抗性强、嗅觉灵敏等（杨冠煌，2001）。近 5 年来，我国不少学者对中蜂生物学及行为学特性进行了卓有成效的研究（杨冠煌，2005；郭冬生等，2007；薛运波等，2007；姜玉锁等，2007a, 2007b；谢宪兵等，2007, 2008a, 2008b, 2008c；颜伟玉等，2009a）。颜伟玉等（2009b）首次研究发现：中蜂幼虫信息素和西方蜜蜂幼虫信息素一样是由 10 种脂肪酸酯组成，但与西方蜜蜂幼虫信息素相比，两种蜜蜂幼虫信息素中的酯类含量在不同日龄幼虫体表的分布规律不同。幼虫信息素中酯类成分对中蜂工蜂发育和行为学特性的研究，至今还未见有相关的报道。鉴于此，我们参照西方蜜蜂的研究方法，系统研究了蜜蜂幼虫信息素中的甲基棕榈酸酯、乙基棕榈酸酯和乙基油酸酯 3 种酯类成分对中华蜜蜂工蜂发育和采集行为的影响，现报道如下。

1 材料和方法

1.1 实验材料

1.1.1 实验蜂群：江西农业大学蜜蜂研究所自然条件下饲养的中蜂 7 群，实验时间为 2008 年 3 月至 2009 年 5 月。

1.1.2 主要试剂：甲基棕榈酸酯（methyl palmitate），乙基棕榈酸酯（ethyl palmitate）和乙基油酸酯（ethyl oleate）（HPLC），购于 Sigma 公司，进口分装）；涂料，购于美国 Testors 公司，颜色分为 1114 yellow Jaune, 1363 yellow Jaune, 1111 Dark Blue, 1357 Orange 和 1103 Red Rouge 等。

1.1.3 主要仪器：彩色图像分析系统（ICAS 5.2），恒温恒湿箱（302A），放大镜台灯（F500CQ），眼科手术剪，冷光源等。

1.2 酯类幼虫信息素对中华蜜蜂工蜂发育影响的实验方法

1.2.1 实验分组：在同一群中蜂蜂群取 1 ~ 2 张已封盖工蜂子脾，放入恒温恒湿箱（温度为 34 ± 1℃，相对湿度为 80% ± 5%）让工蜂羽化。每天观察是否有工蜂羽化，当同一天有大量工蜂羽化时，将刚羽化的 1 日龄（0 ~ 12 h）工蜂从恒温恒湿箱中取出并在其背部用不同颜色的涂料标记，然后随机分别取 120 头标记工蜂放入 3 个特制的蜜蜂饲养箱中（12 cm × 10 cm × 4 cm，购自法国），即每个饲养箱中有 120 头标记工蜂，并将饲养箱置于恒温恒湿箱中（温度为 30 ± 1℃，相对湿度为 55% ± 5%），实验期间每天每群饲喂炼糖 50 g，同时保证充足的水和花粉饼，避光饲养。把喂食炼糖中添加 0.1% 或 1%（w/w）的某种酯类的工蜂组作为处理组，以喂食炼糖中不添加酯类（0%）的工蜂组作为对照组。3 个特制的蜜蜂饲养箱分别为 2 个处理组和 1 个对照组。3 种酯类实验分别进行。以上实验重复 6 次。

1.2.2 工蜂卵巢发育的测定：定时取 7 和 14 日龄的工蜂各 20 头，将工蜂样品固定在蜡盘中，用吸水纸吸去工蜂体表的酒精，将工蜂个体固定在双目解剖镜下。用一根昆虫针压住工蜂胸腹交接处，用另一根针微微刺入腹部背板的节间膜，向上剥离背板，顺序是由最后一节背板开始，依次向前剥离背板，然后剥离腹板，最后小心剥离消化系统、脂肪

体和神经组织等后即可看到工蜂卵巢(O'Donnell, 2001)，在彩色图像分析系统下测定卵巢发育等级。参照工蜂卵巢分级方法(杨冠煌, 2001)，将工蜂卵巢分为5个等级，其中卵巢发育在Ⅰ~Ⅱ级为未发育，Ⅲ~Ⅴ级为发育，同时计算工蜂卵巢发育率。

工蜂卵巢发育率 = ∑发育的工蜂卵巢等级×该等级工蜂头数/20头×100%

1.2.3 工蜂王浆腺发育的测定：定时取3，5，7，12，18和21日龄的标记工蜂各10头，并把工蜂样品固定在置于盛有极少量蒸馏水的蜡盘中，用昆虫针轻轻揭开复眼，用昆虫针挑去王浆腺周围的脂肪体，然后用针尖从口片处切断王浆腺，接着用昆虫针把王浆腺置于滴有蒸馏水的载玻片上，让工蜂王浆腺自然展开(曾志将等, 1995)。再把载玻片放在彩色图像分析系统下，测定王浆腺的宽度。

1.3 酯类幼虫信息素对中华蜜蜂工蜂采集行为影响的实验方法

1.3.1 实验分组：取1张已老熟的中蜂工蜂封盖子脾，放入恒温恒湿箱(温度为34±1℃，相对湿度为80%±5%)让工蜂羽化。将刚羽化的1日龄(0~12 h)工蜂从恒温恒湿箱中取出并在其背部用不同颜色的涂料标记，然后随机分别取500头标记工蜂用工蜂控制器(14.5 cm×13 cm×1.5 cm，购自法国)罩住在3群群势相当(约3张脾，且贮蜜较少)、蜂王日龄基本一致的中蜂蜂群中，标记工蜂和蜂群其他工蜂可自由接触，但不能自由通过。在3个工蜂控制器中保证有充足的炼糖和花粉饼，把喂食炼糖中添加0.1%或1%(w/w)的某种酯类的工蜂组作为处理组，喂食炼糖中不添加酯类(0%)的工蜂组作为对照组。在标记工蜂7日龄时，移走工蜂控制器，将标记工蜂放出。实验重复3次。

1.3.2 工蜂采集行为的测定：本研究参照西方蜜蜂的研究方法(Le Conte *et al*., 2001)，在标记工蜂7日龄时，开始观察蜂群中标记工蜂首次参与采集花粉工作的日龄，实验观察时间为上午7:00－10:00，下午15:00－17:00。当发现有标记工蜂开始采集花粉时，记录当天采集花粉的标记工蜂数量及日龄，同时处死已经记录的工蜂，防止重复计算。记录前30头标记工蜂的首次参与采集花粉日龄，并计算工蜂采集的平均日龄。

工蜂首次采集的平均日龄 = ∑工蜂首次采集的日龄×该日龄工蜂头数/30头。

1.4 数据分析

实验数据采用StatView软件“ANOVA and *t*-test”中的“ANOVA or ANCOVA”进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 3种酯类对工蜂卵巢发育的影响

从表1可知，在有王群中，7日龄工蜂卵巢发育，3种酯类的两处理组(1.0%，0.1%)与对照组都差异不显著；14日龄工蜂卵巢发育，只有1%甲基棕榈酸酯处理组显著低于对照组($P<0.05$)，乙基油酸酯两处理组都极显著低于对照组($P<0.01$)，其他组之间比较都差异不显著。

在无王群中，7日龄工蜂卵巢发育，只有甲基棕榈酸酯两处理组与对照组差异显著，其他组之间比较都差异不显著；14日龄工蜂卵巢发育，甲基棕榈酸酯两处理组和0.1%乙基棕榈酸酯处理组与对照组都差异极显著。

表1 3种酯类对中华蜜蜂工蜂卵巢发育率(%)的影响

Table 1 Effect of three aliphatic esters on ovary developmental rate (%) of *Apis cerana cerana* workers

日龄 Age (d)	实验分组 Experimental groups	甲基棕榈酸酯 Methyl palmitate		乙基棕榈酸酯 Ethyl palmitate		乙基油酸酯 Ethyl oleate	
		有王群 Queen-right	无王群 Queenless	有王群 Queen-right	无王群 Queenless	有王群 Queen-right	无王群 Queenless
7	1.0%	8.3±4.4 a	20.0±5.0 b	3.3±2.9 a	13.3±5.8 a	8.3±7.6 a	6.7±2.6 a
	0.1%	15.0±3.2 a	18.3±2.9 b	1.7±2.9 a	11.7±5.8 a	10.0±5.0 a	8.3±1.6 a
	对照组 Control group	30.0±0.2 a	30.0±5.0 a	10.0±1.2 a	13.3±5.8 a	10.0±3.2 a	11.7±2.9 a
14	1.0%	33.3±7.6 b	46.7±2.9 B	25.0±5.0 a	56.7±5.8 AB	31.7±5.8 B	38.3±2.9 a
	0.1%	36.7±5.8 ab	48.3±5.8 B	26.7±7.6 a	46.7±7.6B	31.7±5.8 B	41.7±12.6 a
	对照组 Control group	51.7±10.4 a	86.7±10.4 A	28.3±2.9 a	66.7±2.9A	58.3±7.6 A	41.7±10.4 a

表中数据为平均值±标准差；同一列相同日龄比较，不同大、小写字母分别表示在1%和5%水平上存在差异显著性。Data in the table are mean±*SD*. Data of the same day old in the same column were compared, and the capital and small letters indicate significant difference at the 1% and 5% level, respectively. 表2同 The same for Table 2.

2.2 3 种酯类对工蜂王浆腺发育的影响

从表 2 可知，3 ~ 21 日龄工蜂王浆腺发育，在有王群和无王群的乙基棕榈酸酯两处理组（1.0%，0.1%）和无王群乙基油酸酯的两处理组与对照组差异都不显著。

在有王群中，5 ~ 7 日龄工蜂王浆腺发育，甲基棕榈酸酯的两处理组显著大于对照组（$P < 0.05$），12 ~ 21 日龄工蜂王浆腺发育，甲基棕榈酸酯的两处理组极显著小于对照组（$P < 0.01$）；7 ~ 21 日龄工蜂王浆腺发育，乙基油酸酯两处理组比对照组显著偏小。在无王群中，12 ~ 21 日龄工蜂王浆腺发育，只有甲基棕榈酸酯两处理组显著大于对照组。

表 2 3 种酯类对中华蜜蜂工蜂王浆腺宽度（mm）的影响

Table 2 Effect of three aliphatic esters on width (mm) of hypopharnyngeal glands of *Apis cerana cerana* workers

日龄 Age (d)	实验分组 Experimental groups	甲基棕榈酸酯 Methyl palmitate		乙基棕榈酸酯 Ethyl palmitate		乙基油酸酯 Ethyl oleate	
		有王群 Queen-right	无王群 Queenless	有王群 Queen-right	无王群 Queenless	有王群 Queen-right	无王群 Queenless
3	1%	0.32 ±0.04 a	0.30 ±0.06 a	0.35 ±0.09 a	0.33 ±0.06 a	0.30 ±0.06 a	0.33 ±0.06 a
	0.1%	0.34 ±0.04 a	0.32 ±0.07 a	0.33 ±0.05 a	0.34 ±0.05 a	0.32 ±0.07 a	0.34 ±0.05 a
	对照组 Control group	0.34 ±0.04 a	0.32 ±0.06 a	0.36 ±0.07 a	0.34 ±0.03 a	0.32 ±0.06 a	0.34 ±0.03 a
5	1%	0.38 ±0.10 b	0.32 ±0.06 a	0.37 ±0.05 a	0.40 ±0.07 a	0.36 ±0.05 a	0.40 ±0.07 a
	0.1%	0.38 ±0.03 b	0.35 ±0.06 a	0.38 ±0.08 a	0.40 ±0.06 a	0.34 ±0.04 a	0.40 ±0.06 a
	对照组 Control group	0.34 ±0.05 a	0.33 ±0.08 a	0.38 ±0.07 a	0.37 ±0.05 a	0.34 ±0.08 a	0.37 ±0.05 a
7	1%	0.39 ±0.04 b	0.34 ±0.06 a	0.43 ±0.06 a	0.44 ±0.07 a	0.38 ±0.06 b	0.45 ±0.08 a
	0.1%	0.39 ±0.08 b	0.36 ±0.04 a	0.43 ±0.08 a	0.43 ±0.06 a	0.40 ±0.04 b	0.43 ±0.06 a
	对照组 Control group	0.35 ±0.05 a	0.36 ±0.10 a	0.40 ±0.08 a	0.40 ±0.06 a	0.45 ±0.11 a	0.40 ±0.07 a
12	1%	0.38 ±0.08 B	0.36 ±0.06 a	0.42 ±0.07 a	0.42 ±0.07 a	0.43 ±0.05 b	0.42 ±0.07 a
	0.1%	0.36 ±0.09 B	0.36 ±0.08 a	0.42 ±0.06 a	0.44 ±0.07 a	0.42 ±0.04 b	0.44 ±0.07 a
	对照组 Control group	0.45 ±0.08 A	0.35 ±0.09 a	0.39 ±0.77 a	0.44 ±0.08 a	0.48 ±0.09 a	0.44 ±0.08 a
18	1%	0.36 ±0.07 B	0.46 ±0.09 B	0.40 ±0.03 a	0.38 ±0.06 a	0.40 ±0.06 B	0.38 ±0.06 a
	0.1%	0.34 ±0.06 B	0.42 ±0.07 B	0.40 ±0.05 a	0.40 ±0.09 a	0.43 ±0.03 B	0.40 ±0.09 a
	对照组 Control group	0.41 ±0.06 A	0.33 ±0.09 A	0.41 ±0.05 a	0.39 ±0.06 a	0.44 ±0.05 A	0.39 ±0.06 a
21	1%	0.33 ±0.04 B	0.46 ±0.06 B	0.39 ±0.05 a	0.38 ±0.05 a	0.39 ±0.05 b	0.38 ±0.05 a
	0.1%	0.34 ±0.06 B	0.45 ±0.06 B	0.39 ±0.05 a	0.40 ±0.06 a	0.41 ±0.07 b	0.40 ±0.06 a
	对照组 Control group	0.38 ±0.07 A	0.33 ±0.10 A	0.39 ±0.06 a	0.39 ±0.05 a	0.43 ±0.06 a	0.39 ±0.05 a

2.3 3 种酯类对工蜂采集行为的影响

从表 3 可知，甲基棕榈酸酯两处理组（1.0%，0.1%）的工蜂首次采集日龄分别为 24.51 ±1.98 和 24.00 ±0.54，对照组为 20.79 ±1.20，两处理组工蜂首次采集日龄显著大于对照组（$P < 0.05$）。乙基棕榈酸酯和乙基油酸酯的各组间差异都不显著。

表 3 3 种酯类对工蜂采集行为的影响

Table 3 Effect of three aliphatic esters on the age of first foraging of *Apis cerana cerana* workers

酯类 Aliphatic ester	实验分组 Experimental groups	初次采集日龄 Age of first foraging (d)			
		第 1 次观察 1st observation	第 2 次观察 2nd observation	第 3 次观察 3rd observation	平均值 ± 标准差 Mean ± *SD*
甲基棕榈酸酯 Methyl palmitate	1.0	26.80	23.31	23.43	24.51 ±1.98 b
	0.1	24.60	23.83	23.57	24.00 ±0.54 b
	对照组 Control group	20.10	22.17	20.10	20.79 ±1.20 a
乙基棕榈酸酯 Ethyl palmitate	1.0	24.07	24.50	23.20	23.92 ±0.66 a
	0.1	25.43	25.23	23.83	24.83 ±0.87 a
	对照组 Control group	23.40	20.27	24.27	22.65 ±2.10 a
乙基油酸酯 Ethyl oleate	1.0	21.13	18.37	21.43	20.31 ±1.69 a
	0.1	21.20	19.93	20.87	20.67 ±0.66 a
	对照组 Control group	19.40	19.43	20.20	19.68 ±0.45 a

同一列不同字母表示同种酯类在 5% 水平上存在差异显著性。Data of the same aliphatic ester in the same column were compared, and the different letters indicate significant difference at the 5% level.

3 讨论

不管是在有王群，还是无王群中，中蜂工蜂卵巢发育程度都高于西方蜜蜂(Mohammedi *et al.*, 1998；杨冠煌，2001)，这说明中蜂工蜂的卵巢更容易发育。3 种酯类(甲基棕榈酸酯、乙基棕榈酸酯和乙基油酸酯)在不同条件下都抑制中蜂工蜂卵巢发育。西方蜜蜂的研究结果表明，10 种酯类中只有乙基棕榈酸酯和甲基亚麻酸酯抑制无王群西方蜜蜂工蜂的卵巢发育，而且该两种酯类在发挥抑制作用时都存在一个临界剂量(Mohammedi *et al.*, 1998)。这可能是不同蜂种蜜蜂幼虫所分泌的幼虫信息素的成分含量和工蜂对幼虫信息素反应灵敏度不同(Le Conte *et al.*, 1989；颜伟玉等，2009b)。乙基油酸酯显著抑制有王群工蜂 14 日龄的卵巢发育，而对无王群工蜂没有抑制作用，原因可能是在蜂王信息素和幼虫信息素存在协同作用(Hoover *et al.*, 2003)，但两者之间通过什么途径实现协同作用还有待于进一步探讨。

在有王群中，甲基棕榈酸酯对 5 ~7 日龄工蜂王浆腺发育有促进作用，但对 12 ~21 日龄工蜂王浆腺发育有抑制作用，这与西方蜜蜂的研究结果相似(Mohammedi *et al.*, 1996)。乙基油酸酯对 3 ~5 日龄工蜂王浆腺发育没有显著影响，但能显著抑制 7 ~21 日龄工蜂王浆腺发育，这可能是乙基油酸酯作为引发信息素，对工蜂王浆腺发育的影响是缓慢而持久的过程，需要一定剂量的积累才能得到表现。

3 种酯类中只有甲基棕榈酸酯可以显著推迟中蜂工蜂的采集行为，同时本实验中的中蜂采集日龄大于西方蜜蜂(Le Conte *et al.*, 2001)，这可能与蜂种的差异，以及天气和采集蜂基因型等因素(Pankiw *et al.*, 1998)有关。

致谢 实验中得到了江西农业大学养蜂兴趣小组成员和史莹等同学的支持和帮助，在此表示衷心的感谢。

参 考 文 献(References)

Arnold G, Le Conte Y, Trouiller J, Hervet H, Chappe B, Masson C, 1994. Inhibition of worker honeybee ovaries development by a mixture of fatty acid esters from larvae. *C. R. Acad. Sci. III*, *Sci. Vie*, 317: 511 –515.

Guo DS, Sun LX, Zeng ZJ, Zhang QL, 2007. Sperm-mediated *egfp* gene transfer in the Chinese honeybee, *Apis cerana cerana* (Hymenoptera: Apidae). *Acta Entomologica Sinica*, 50(9): 878 –882. [郭冬生，孙亮先，曾志将，张巧利，2007. 中华蜜蜂精子介导 *egfp* 基因转移. 昆虫学报，50(9): 878 –882]

Hoover SER, Keeling CI, Winston ML, Slessor KN, 2003. The effect of queen pheromones on worker honey bee ovary development. *Naturwissenschaften*, 90: 477 –480.

Jiang YS, Liu WZ, Zhang CX, Qiao LY, Zhu WJ, Zhang GX, Guo CJ, 2007a. AFLP analysis of genetic diversity of *Apis cerana* Fabricius distributed in different geographic areas in China. *Acta Entomologica Sinica*, 50(2): 144 –152. [姜玉锁，刘文忠，张春香，乔利英，朱文进，张桂贤，郭传甲，2007a. 中国境内不同地理型东方蜜蜂遗传多样性的 AFLP 分析. 昆虫学报，50(2): 144 –152]

Jiang YS, Zhao HT, Jiang JB, Cao GQ, Zhang GX, Zhu WJ, Guo CJ, 2007b. Studies on mtDNA $tRNA^{leu}$ ~ COⅡ gene holymorphisms of *Apis cerana* distributed in different geographic areas in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 40(7): 1 535 –1 542. [姜玉锁，赵慧婷，姜俊兵，曹果清，张桂贤，朱文进，郭传甲，2007b. 中国境内不同地理型东方蜜蜂线粒体 DNA $tRNA^{leu}$ ~ COⅡ基因多态性研究. 中国农业科学，40(7): 1 535 –1 542]

Le Conte Y, Arnold G, Trouiler J, Masson C, Chappe B, 1990. Identification of a brood pheromone in honeybees. *Naturwissenschaften*, 77: 334 –336.

Le Conte Y, Arnold G, Trouiller J, Masson C, Chappe B, Ourisson G, 1989. Attraction of the parasitic mite *Varroa* to the drone larvae of honey bees by simple aliphatic esters. *Science*, 245: 638 –639.

Le Conte Y, Mohammedi A, Robinson GE, 2001. Primer effects of a brood pheromone on worker honeybee behavioral development. *Proceedings of the Royal Society B*, 268: 163 –168.

Le Conte Y, Sreng L, Poitout HS, 1995a. Brood pheromone can modulate the feeding behavior of the honey bee *Apis mellifera* workers (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Economic Entomology*, 4: 798 –804.

Le Conte Y, Sreng L, Sacher N, Trouiller J, Dusticier G, Poitout HS, 1995b. Chemical recognition of the queen cells by honey bee workers *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *Chemoecology*, 1: 6 –12.

Le Conte Y, Sreng L, Trouiller J, 1994. The recognition of larvae by worker honeybees. *Naturwissenschaften*, 81: 462 –465.

Leoncini I, Le Conte Y, Costagliola G, Plettner E, Toth AL, Wang M, Huang Z, Becard JM, Crauser D, Slessor KN, Robinson GE, 2004. Regulation of behavioral maturation by a primer pheromone produced by adult worker honey bees. *PNAS*, 101(50): 17 559 –17 564.

Mohammedi A, Crauser D, Paris A, Le Conte Y, 1996. Effect of a brood pheromone on honeybee hypopharyngeal glands. *C. R. Acad. Sci. III*, *Sci. Vie*, 318 : 769 –772.

Mohammedi A, Paris A, Crauser D, Le Conte Y, 1998. Effect of aliphatic esters on ovary development of queenless bees (*Apis mellifera* L.). *Naturwissenschaften*, 85: 455 –458.

Pankiw T, Page Jr RE, Pondrk MK, 1998. Brood pheromone stimulates pollen foraging in honey bees (*Apis mellifera*). *Behavioral Ecology*

and Sociobiology, 44: 193 - 198.

O'Donnell S, 2001. Worker age, ovary development, and temporal polyethism in the swarm-founding wasp *Polybia occidentalis* (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of Insect Behavior*, 14: 201 - 213.

Trouiller J, Arnold G, Chappe B, Le Conte Y, Masson C, 1992. Semiochemical basis of infestation of honeybee brood by *Varroa jacobsoni*. *Journal of Chemical Ecology*, 11: 2 041 - 2 053.

Trouiller J, Arnold G, Le Conte Y, Masson C, Chappe B, 1991. Temporal pheromonal and kairomonal secretion in the brood of honeybees. *Naturwissenschaften*, 78: 368 - 370.

Xie XB, Su SK, Huang K, Zeng ZJ, 2008a. Queen mating frequency and maternity of drones in honeybee colonies detected with VNTR molecular markers. *Acta Entomologica Sinica*, 51(1): 20 - 25. [谢宪兵, 苏松坤, 黄康, 曾志将, 2008a. 利用 VNTR 分子标记鉴定蜜蜂群内蜂王交配次数和雄蜂母系来源. 昆虫学报, 51(1): 20 - 25]

Xie XB, Su SK, Zheng YL, Wu XB, Zeng ZJ, 2008b. Study on the worker policing in *Apis cerana cerana* based on microsatellite DNA. *Scientia Agricultura Sinica*, 41(6): 1 816 - 1 821. [谢宪兵,苏松坤,郑云林,吴小波,曾志将,2008b. 应用微卫星 DNA 技术研究中华蜜蜂群内工蜂监督效果. 中国农业科学, 41(6): 1 816 - 1 821]

Xie XB, Sun LX, Huang K, Zeng ZJ, 2008c. Worker nepotism during emergency queen-cells building in Chinese honeybee (*Apis cerana cerana*). *Acta Zoologica Sinica*, 54(4): 695 - 700. [谢宪兵,孙亮先,黄康,曾志将, 2008c. 中华蜜蜂急造王台的工蜂亲属优惠. 动物学报, 54(4): 695 - 700]

Xie XB, Xue YB, Wu XB, Huang K, Zeng ZJ, 2007. A study on the worker policing in *Apis cerana cerana*. *Journal of Jiangxi Agricultural University*, 29(5): 818 - 820. [谢宪兵, 薛运波, 吴小波, 黄康, 曾志将, 2007. 中华蜜蜂群内工蜂监督研究. 江西农业大学学报, 29(5): 818 - 820]

Xue YB, Li XA, Ge FC ,Jiang Y, Li YF, Li ZY, Wang Z, 2007. The study on genomic polymorphism among different groups of local Changbaishan *Apis cerana cerana*. *Scientia Agricultura Sinica*, 40(2): 426 - 432. [薛运波,李兴安,葛凤晨,蒋滢,历延芳,李志勇,王志,2007. 长白山中华蜜蜂基因组 DNA 多态性的研究. 中国农业科学, 40(2): 426 - 432]

Yan WY, Le Conte Y, Beslay D, Zeng ZJ, 2009b. Identification of brood pheromone in Chinese honeybee, *Apis cerana cerana* (Hymenoptera: Apidae). *Agricultural Science in China*, 42(6): 2 250 - 2 254. [颜伟玉, Le Conte Y, Beslay D, 曾志将, 2009b. 中华蜜蜂幼虫信息素鉴定. 中国农业科学, 42(6): 2 250 - 2 254]

Yan WY, Zeng ZJ, Wu XB, Liu YB, 2009a. A preliminary study on the ultrastructure and chemical components of egg surface of the Chinese honeybee, *Apis cerana cerana*. *Acta Entomologica Sinica*, 52(1): 116 - 120. [颜伟玉, 曾志将, 吴小波, 刘益波, 2009a. 中华蜜蜂卵表面微观结构及化学成分初步研究. 昆虫学报, 52(1): 116 - 120]

Yang GH, 2001. Chinese Honeybees. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing. 36 - 37. [杨冠煌, 2001. 中华蜜蜂. 北京: 中国农业科技出版社. 36 - 37]

Yang GH, 2005. Harm of introducing the western honeybee *Apis mellifera* L. to the Chinese honeybee *Apis cerana* F. and its ecological impact. *Acta Entomologica Sinica*, 48(3) : 401 - 406. [杨冠煌, 2005. 引入西方蜜蜂对中蜂的危害及生态影响. 昆虫学报, 48(3) : 401 - 406]

Zeng ZJ, 2007. Biology of Honeybee. China Agriculture Press, Beijing. 66 - 72. [曾志将 主编, 2007. 蜜蜂生物学. 北京: 中国农业出版社. 66 - 72]

Zeng ZJ, Jiang YC, Liu MS, 1995. The influences of moifanite to the apparent shape of Italian bee's royal jelly gland. *Journal of Bee*, 10: 3 - 6. [曾志将, 江永成, 刘梅森, 1995. 麦饭石对意蜂王浆腺表观形态的影响. 蜜蜂杂志,10: 3 - 6]

(责任编辑: 袁德成)